Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section A, n° 2 : 353-373.

Halechiniscidae nouveaux de sables coralliens tropicaux (Tardigrada, Arthrotardigrada)

par Jeanne RENAUD-MORNANT

Résumé. — Un nouveau genre de Tanarctinae, *Zioella pavonina* n. g., n. sp., caractérisé par sa morphologie céphalique, est décrit des sables intertidaux de la Grande Terre (Guadeloupe). Les Florarctinae, *Florarctus cervinus* n. sp. dont les épines caudales rappellent celles de *Fl. heimi* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, et *Fl. vulcanius*, n. sp., taxon proche de *Fl. salvati* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, par ses supports d'alae, sont décrits de l'intertidal de Nouméa (Nouvelle-Calédonie) et du récif de Tuléar (Madagascar) respectivement. Un cladogramme illustre la position phylogénique des taxa dans la sous-famille des Florarctinae.

Abstract. — A new genus of Tanarctinae, *Zioella pavonina* n. g., n. sp., characterised by its cephalic morphology, is described from Grande Terre (Guadeloupe, F.W.I.) intertidal sand. Two new species of Florarctinae are described : *Florarctus cervinus* n. sp., which is related to *Fl. heimi* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, by the shape of its spines, and *Florarctus vulcanius* n. sp., which is akin to *Fl. salvati* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, by its type of alae. They are reported respectively from Nouméa (New Caledonia) intertidal sand, and from Tuléar (Madagascar) outer reef. A cladogram indicates the taxa phylogenetical relationships in the subfamily Florarctinae.

J. RENAUD-MORNANT, *Muséum national d'Histoire naturelle, UA 699 CNRS, Biologie des Invertébrés marins, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.*

Différentes missions de récolte de méiofaune intertidale et subtidale en milieu tropical ont fourni un important matériel contenant des Tardigrades. En Guadeloupe, les missions « Muséum-Antilles » et « Convention Muséum-Ministère de l'Environnement » ont amené à la découverte de taxa nouveaux (RENAUD-MORNANT, 1981, 1984) dont les biotopes et la faune accompagnatrice ont été décrits par RENAUD-MORNANT et GOURBAULT, 1981, 1984; GOURBAULT, RENAUD-MORNANT et HELLÉOUET, 1985. Un genre nouveau de Tanarctinae sera décrit ici d'après les récoltes de N. GOURBAULT et G. BOUCHER 1984.

A Madagascar, la mission THOMASSIN 1972, sous l'égide du CNRS et CNEXO (THOMASSIN, VIVIER, VITIELLO, 1976), avait déjà fourni un certain nombre de résultats concernant les Tardigrades (RENAUD-MORNANT, 1979*a*, *b*), une nouvelle espèce de Florarctinae sera décrite de ces mêmes stations.

En Nouvelle-Calédonie, dans le cadre du programme CNRS-ORSTOM, B. THOMASSIN a pu récolter de la méiofaune dans la région de Nouméa; une espèce nouvelle de Florarctinae provient de son matériel.

Sous-ordre ARTHROTARDIGRADA Marcus, 1927

Famille HALECHINISCIDAE Thulin, 1928

DIAGNOSE : Arthrotardigrada sans plaque, appendices céphaliques complets; adultes avec pattes terminées par quatre doigts portant chacun une griffe.

GENRE ET ESPÈCE-TYPES : *Halechiniscus guiteli* Richters, 1908.

Sous-famille TANARCTINAE Renaud-Mornant,1980

DIAGNOSE : Halechiniscidae avec pattes possédant un tibia lancéolé suivi d'une région tarsienne conique dont les sommets opposés forment un poignet étroit. Griffes simples avec calcar externe, épine accessoire parfois présente sur griffes médianes. Papille de la P4 modifiée en long appendice caudal, simple ou ramifié. Épicuticule interne soutenue par des piliers de taille élevée et croissant du centre vers la périphérie du corps. Conduits génitaux femelles élargis en fuseau, rectilignes dans leur cours antérieur, puis formant un coude pour aboutir aux vésicules séminales sphériques et dorso-latérales.

GENRE-TYPE : *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, emend. Lindgren, 1971, Renaud-Mornant, 1975.

DIAGNOSE : Assortiment complet d'appendices céphaliques, clavas primaires de taille supérieure à la longueur du corps, clavas secondaires érigées ou réduites à des plaques. Papille de la P4 pouvant être très longue et hautement modifiée.

ESPÈCE-TYPE : *Tanarctus tauricus* Renaud-Debyser, 1959.

La sous-famille des Tanarctinae inclut deux genres : le genre-type décrit des Bahamas est connu de l'intertidal (LINDGREN, 1971 ; MCKIRDY *et al.*, 1976; KRISTENSEN et HIGGINS, 1984; RENAUD-MORNANT, 1984), du sublittoral (GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1982), du plateau continental (RENAUD-MORNANT, 1980) et de l'abyssal (RENAUD-MORNANT, 1975, 1980). L'autre genre, *Actinarctus* Schulz, 1935, semble restreint au littoral (GRELL, 1937; RENAUD-MORNANT, 1971, 1979; GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1982), et au plateau continental (RENAUD-MORNANT, 1970). Un troisième genre sera décrit ici des sables intertidaux de la Guadeloupe.

ZIOELLA n. g.

DIAGNOSE : Tous les cirres médians alignés sur le bord frontal de la tête. Clavas secondaires réduites à de fins contours en avant de la bouche. Épicuticule lisse, sans piliers observables au microscope photonique. Papilles P4 formant après deux dichotomies successives huit grandes ampoules membraneuses, fusiformes.

ÉTYMOLOGIE : Amicalement dédié au Pr. S. GRIMALDI DE ZIO.

Zioella pavonina n. sp.
(Fig. 1, 2)

DIAGNOSE : Actuellement confondue avec celle du genre.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *Pavo* = Paon; adj., relatif au paon.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : une femelle adulte, déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n° AX 721. Paratypes : 19 femelles, 12 mâles et 2 juvéniles, MNHN, Paris, n^{os} AX 690 à 728, AX 753, AX 755; 3 femelles et 1 mâle, n^{os} AY 166 à 169, spécimens colorés au noir chlorazol.

LOCALITÉ : Anse Laborde, Grande Terre, Guadeloupe 16°29,2′ N, 61°30,3′ W. A —50 cm dans le sable intertidal corallien du milieu de l'estran. Sable moyen (Dm : 325 µm), temp. 26°C, salinité 38 ‰. Coll. G. BOUCHER et N. GOURBAULT, avril 1984.

AUTRE MATÉRIEL : Trois femelles et deux mâles adultes, MNHN, Paris, n^{os} AY 47, AY 74, AY 75, AY 79 et AY 89; même estran, station plus confinée à 300 m à l'est du premier site; —45 cm dans le sable. Mêmes coll.

DESCRIPTION

Morphologie externe

L'holotype femelle mesure 100 µm de long sur 62 µm de large. Le corps est ovale, avec des pattes allongées, télescopiques, et une tête d'aspect tronqué vers l'avant. Le corps apparaît hémisphérique vu de profil et possède dorsalement quatre plis cuticulaires. Postérieurement, il se termine par deux lobes caudaux portant les papilles P4. La cuticule est lisse, sans pilier décelable au microscope photonique. La tête, haute de 18 µm et large de 45 µm, présente une partie frontale linéaire, seulement découpée par l'insertion des cirres céphaliques pairs. Le cirre médian impair et les cirres médians pairs n'ont pas de cirrophore bien individualisé, mais possèdent un scapus égal au tiers de leur longueur; celles-ci sont de 17 et 30 µm respectivement. Les cirres médians externes de taille semblable aux cirres médians internes (30 µm) possèdent un cirrophore de 5 µm et un scapus de 11 µm. Le cirre A (18 µm) et la clava primaire (110 µm) sont insérés sur un cirrophore commun (8 µm) entouré d'un fort repli cuticulaire latéral. La base de la clava contient un organe de Van der Land. Les clavas secondaires sont réduites à un relief cuticulaire sinueux formant deux lobes antérieurs de chaque côté de la bouche, leur contour devenant indistinct dans leur partie postérieure, sous la bouche. Huit structures globulaires réfringentes sont disposées autour de la bouche.

Les pattes sont typiques de la sous-famille avec un long tibia lancéolé; les soies sensorielles sont situées à la jonction coxa-fémur et mesurent 9, 12 et 15 µm respectivement sur les P1, P2 et P3. Chaque doigt est inséré sur le tarse par une base cordiforme; les griffes sont en forme de croissant avec un calcar externe en pointe. Lorsque les griffes sont complètement sorties de leur gaine, une très fine épine accessoire est visible sur la partie distale des griffes des doigts médians.

Le cirre E est situé à quelques microns de distance des larges expansions cuticulaires des papilles P4. Il est porté par un cirrophore en forme de cloche (7 µm) et se compose d'un scapus en accordéon (10 µm) et d'un flagellum (22 µm) à l'extrémité effilée. Les expansions des papilles

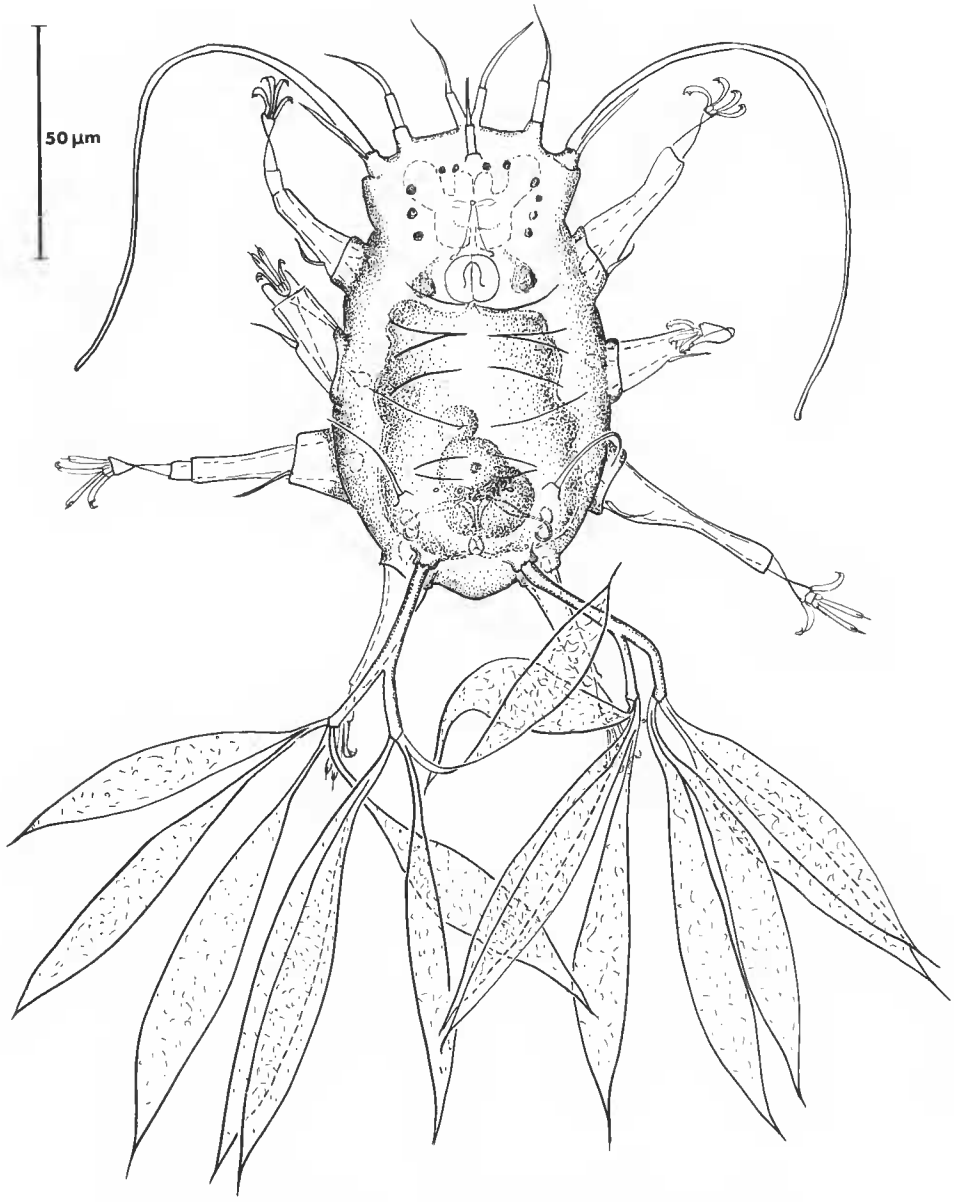

FIG. 1. — *Zioella pavonina* n. g., n. sp., vue dorsale de l'holotype femelle.

P4 sont portées par un cirrophore d'une largeur double de celle du cirre E. Le tronc proximal possède un organe de Van der Land à sa base et mesure 32 µm ; il se subdivise par une double dichotomie et forme huit ampoules fuselées, transparentes et d'apparence membraneuse, de 100 µm de long sur 12 à 15 µm de large.

Morphologie interne

Le cerveau est compact et formé de lobes courts. La partie latérale du protocérébron innerve le cirre A et la clava primaire, le deutocérébron est indistinct, et les lobes latéro-ventraux du tritocérébron innervent les cirres médians externes. Un ganglion sous-œsophagien de petite taille est présent et quatre gros ganglions de la chaîne ventrale innervent les quatre paires de pattes.

La bouche est visible à la hauteur de l'insertion des P1, au fond d'une fente de 10 μm de large. Une membrane circulaire en forme d'entonnoir peut être déployée autour de l'orifice buccal rond où s'aperçoivent les pointes des stylets. Ceux-ci sont courts (15 μm) avec des furcas arrondies; les supports de stylets n'ont pas été vus. Le bulbe pharyngien a un diamètre de 11 μm et contient trois placoïdes en lamelle incurvée terminés par une fourche. Un très court œsophage conduit à un estomac aux lobes peu marqués, contenant du matériel granuleux et des capsules arrondies réfringentes en leur centre. Anus ventral, situé au-dessus de l'insertion des P4.

Le système reproducteur se compose d'un seul ovaire où des ovules de taille croissante (10 à 25 μm) se disposent au-dessus de l'oviducte. Le pore génital est situé à 10 μm au-dessus de l'anus; les six cellules en rosette formant le pore sont entourées antérieurement et latéralement par un repli triangulaire de la cuticule dans lequel débouchent les conduits des réceptacles séminaux. Ces conduits forment latéralement des ampoules très allongées où des spermatozoïdes nombreux peuvent s'observer, puis ils s'affinent et s'ouvrent dorso-latéralement dans des vésicules en forme de sacs. Une fine gouttière cuticulaire est présente entre le pore génital et l'anus.

Paratype mâle (AX 698) : Le spécimen mesure 70 μm sur 40 μm de large. Les organes des sens, la tête et le tronc, les appendices des papilles P4 et les pattes sont identiques à ceux de la femelle, mais légèrement plus petits; seules les clavas primaires présentent les caractères d'un dimorphisme sexuel portant sur leur taille : 145 μm de long. Le testicule contient dorsalement des spermatozoïdes flagellés et, postérieurement et latéralement, des spermatides en forme de « grain de blé ». Le pore génital est formé d'une ouverture ovale recouverte antérieurement par un repli de la cuticule : ce champ génital est situé en avant de l'anus mais il lui est presque contigu.

Juvéniles : Aucun stade postembryonnaire ni larvaire n'a été découvert; seules des femelles préadultes avec un très petit ovaire, sans gonopore mais avec anus ont pu être observées. Leur morphologie externe et leur taille sont semblables à celles des adultes.

Discussion

Par la morphologie des appareils locomoteurs (pattes, doigts et griffes) ainsi que par le grand développement des clavas primaires et des papilles P4, ce nouveau genre appartient incontestablement à la sous-famille des Tanarctinae. Cependant, la forme de la tête de *Zioella*, structurée par l'implantation des cirres céphaliques sur un plan frontal, diffère considérable-

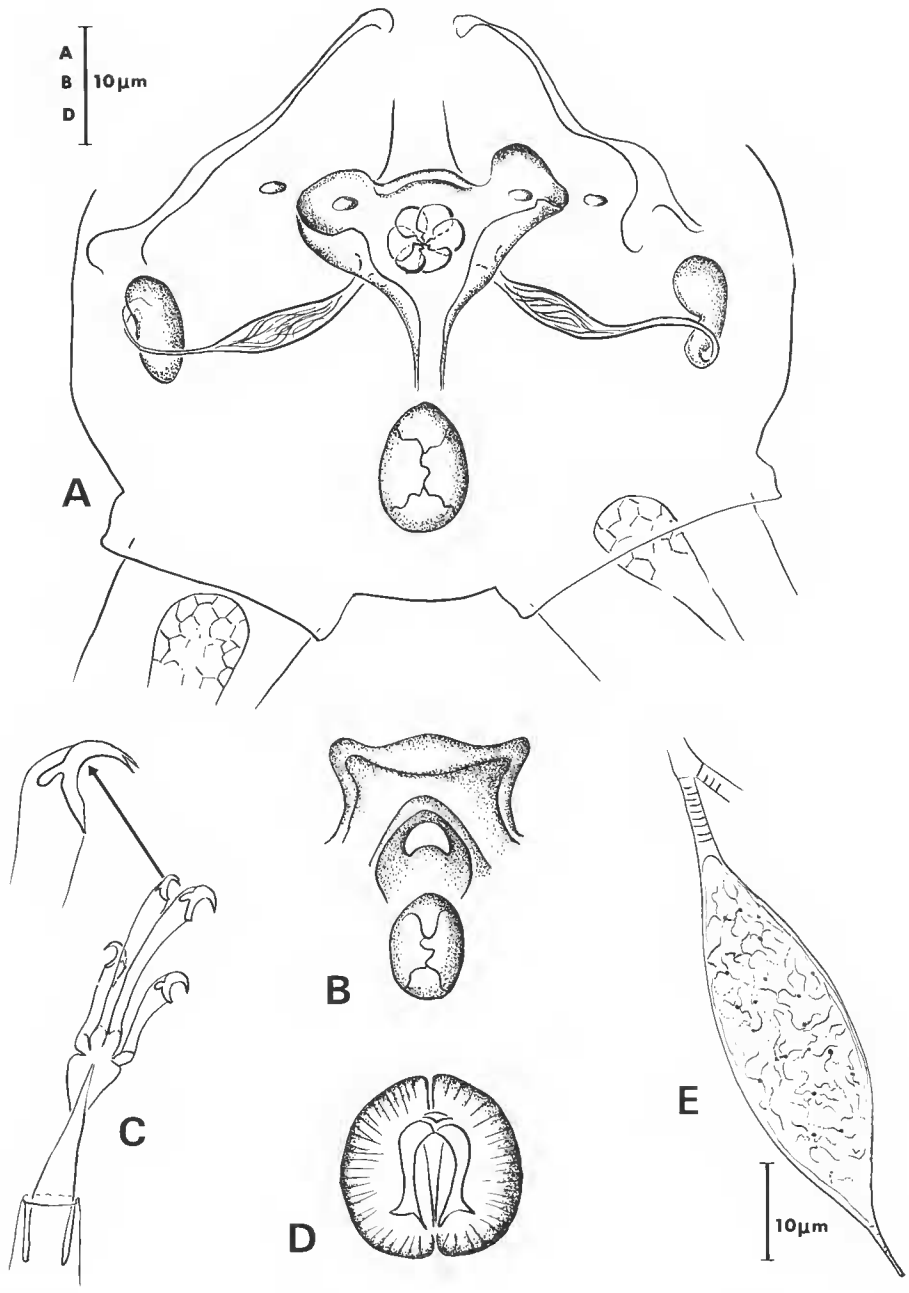

FIG. 2. — *Zioella pavoniva* n. g., n. sp. : A, champ génital femelle ; B, champ génital du paratype mâle ; C, patte 4 ; D, placoïdes du bulbe buccal ; E, expansions ampulliformes de la papille P4.

ment de celle rencontrée dans le genre-type ou chez *Actinarctus* Schulz, 1935. Chez ce dernier, la tête apparaît comme formée par trois plans différents portant les trois ensembles d'appendices céphaliques pairs. La configuration la plus nette s'observe chez *Actinarctus doryphorus ocellatus* Renaud-Mornant, 1970, alors qu'elle est moins nette chez *Tanarctus minotauricus* Renaud-Mornant, 1984. A mesure que de nouveaux taxons sont découverts dans cette sous-famille, il semble se préciser que les caractères relatifs aux organes locomoteurs sont très stables dans les deux genres (à l'exception de *T. heterodactylus* Renaud-Mornant, 1980, où les doigts externes ne sont que des moignons); mais que, en revanche, ceux liés aux appareils sensoriels (clavas ou papilles P4) et à la forme de la tête paraissent beaucoup plus diversifiés et ont été soumis à une poussée évolutive plus forte. Des phénomènes semblables peuvent se constater dans la famille des Stygarctidae où la forme de la tête a évolué d'une structure à trois paires de lobes (*Parastygarctus*) à un ensemble massif, hémisphérique (*Mesostygarctus*), mais où les griffes restaient identiques, se réduisant seulement en nombre comme chez *Pseudostygarctus*.

Par son aspect général, *Z. pavonina* paraît très proche de *T. velatus* McKirdy *et al.*, 1976, et de *T. helleouetae* Renaud-Mornant, 1984. Cependant, les formations ampulliformes issues des papilles P4 sont tout à fait dissemblables à la fois par leur implantation, leur forme, et leur nombre. Chez les deux espèces de *Tanarctus* précédemment connues, les six ampoules sont distribuées en deux groupes (quatre antérieures et deux postérieures), alors que chez *Zioella*, les branchements donnant naissance aux appendices ampulliformes se font par dichotomie en deux, quatre et huit rameaux et que les huit ampoules se trouvent au même niveau.

Zioella présente un stade évolutif des structures céphaliques tout à fait différent de celui qui est rencontré chez les deux autres genres de la sous-famille; la création d'un nouveau genre est donc nécessaire. En l'absence de critères marqués portant sur les organes locomoteurs, des coupures génériques basées sur la forme de la tête et l'implantation des organes sensoriels nous semblent justifiées dans cette sous-famille.

Avec l'exploration de nouveaux milieux, grottes sous-marines (Grimaldi de Zio *et al.*, 1982) ou récifs coralliens par exemple, le rythme des découvertes s'accélère et la révision des genres de Tanarctinae s'impose dans un proche avenir.

Écologie

Zioella pavonina n'est pas un animal fréquent : il n'a été récolté que deux fois parmi les 250 prélèvements triés en provenance de la Guadeloupe. Les spécimens se trouvaient à 45-55 cm dans le sable humide de la partie moyenne de l'estran de l'anse Laborde dont Renaud-Mornant et Gourbault (1981, 1984) ont donné les principales caractéristiques granulométriques et méiofaunistiques. Les Tardigrades étaient nombreux dans ce sable bien irrigué et composaient 17 % de la méiofaune; *Florarctus antillensis* Van der Land, 1968 (espèce dominante) était accompagné de *T. helleouetae, Orzeliscus belopus* Bois-Reymond-Marcus, 1953, et *Parastygarctus sterreri* Renaud-Mornant, 1970. Dans la partie nord-est de la baie, moins bien irriguée, les Tardigrades étaient moins abondants; l'eurytope *O. belopus* était l'espèce dominante et *Fl. antillensis* était plus rare.

Sous-famille FLORARCTINAE Renaud-Mornant, 1982

DIAGNOSE (emend.) : Halechiniscidae avec expansions cuticulaires aliformes sur le pourtour du corps. Assortiment complet d'appendices céphaliques avec clavas secondaires transformées en papilles en forme de mamelon, ou en sac aplati en H autour de la bouche. Quatre doigts avec griffes présents chez l'adulte, doigts externes avec pédoncule en forme de crosse arrondie dans le tarse, griffes avec calcar externe. Femelles avec deux réceptacles séminaux, chacun consistant en une vésicule sphérique et un conduit génital en forme de S.

GENRE-TYPE : *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

DIAGNOSE : Larges expansions aliformes, lobées, latérales ou postérieures au nombre de trois ou de cinq recouvrant plus ou moins les pattes. Ala caudale pouvant être remplacée par une formation pourvue d'épines. Expansions procuticulaires (cæstus) généralement présentes sous les alae. Doigt externe plus court avec griffe portant une pièce distale en aviculaire. Doigt interne avec griffe simple et épine accessoire.

ESPÈCE-TYPE : *Florarctus heimi* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965.

La sous-famille des Florarctinae s'est considérablement accrue depuis sa création. La découverte récente des genres *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982, et *Wingstrandarctus* Kristensen, 1984, a montré la diversité existant notamment au niveau des expansions aliformes. Leur assortiment peut être plus ou moins complet (*Ligiarctus*) et accompagné ou non d'expansions procuticulaires sous-jacentes; celles-ci sont très diversifiées et le nom de « cæstus » leur est appliqué dans le présent travail. Au point de vue des alae elles-mêmes, la possession d'expansions spiniformes caudales, qui était apparue comme une exception chez le très rare *Florarctus heimi*, vient d'être constatée à nouveau dans un taxon néo-calédonien qui sera décrit ci-dessous.

Florarctus cervinus n. sp.
(Fig. 3)

DIAGNOSE : *Florarctus* avec ala frontale présente et découpée en deux lobes peu marqués. Deux paires d'alae latérales étirées postérieurement et soutenues par trois paires de cæstus en forme de triangle. Ala caudale transformée en quatre expansions longilignes portant des piquants secondaires. Clavas secondaires en sacs aplatis, bilobés en avant de la bouche. Soies sur toutes les pattes, de taille décroissante de P1 à P3. Papille P4 filiforme et de grande taille.

ÉTYMOLOGIE : Du latin *cervinus* : rappelant la ramure du cerf.

MATERIEL-TYPE : Holotype : un spécimen au stade préadulte, déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n° AR 593. Paratype : un spécimen au même stade, MNHN, Paris, n° AR 594.

LOCALITÉ : Nouvelle-Calédonie, 166°29′ E, 22°28′ S, st. 216 bis, lagon sud-ouest, récif Amédée, région de Nouméa, plage nord à 50 m du wharf. Sables coralliens purs, moyens à grossiers. Coll. B. THOMASSIN, 28-X-1981, tri M. H. VIVIER.

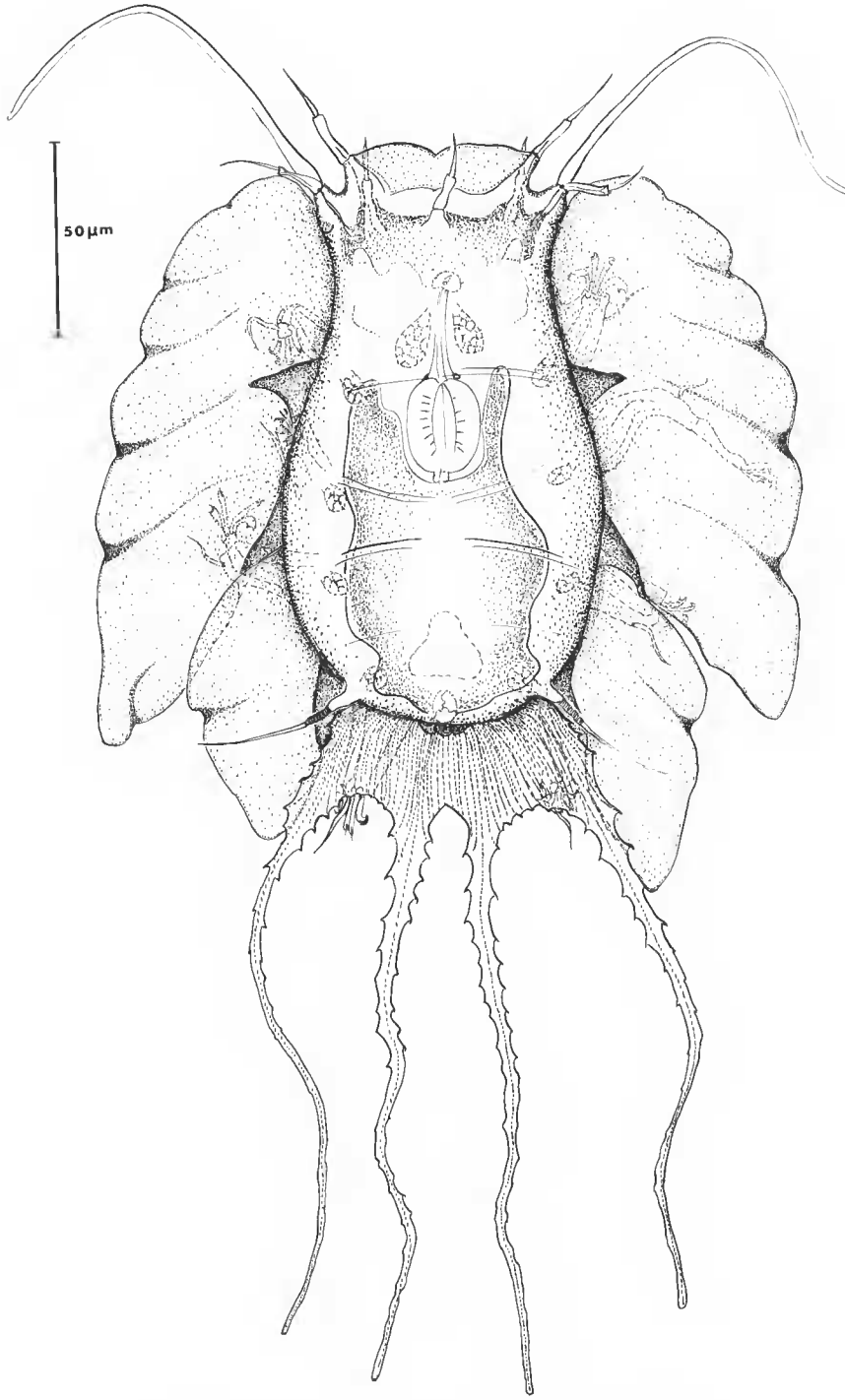

FIG. 3. — *Florarctus cervinus* n. sp., vue dorsale de l'holotype.

Description de l'holotype

Morphologie externe

Le corps est hémisphérique et mesure 170 µm de long du bord externe de l'ala frontale à l'encoche caudale entre les épines internes ; sa largeur maximale est de 90 µm entre l'insertion des P2 et des P3. La tête est nettement séparée du corps et bordée à l'avant par la collerette alaire de 12 µm de hauteur ; celle-ci possède une petite encoche en son milieu. Le cirre médian est inséré dorsalement sur un faible cirrophore à 10 µm en arrière du bord frontal ; il mesure 30 µm : scapus large (18 µm) et flagellum se terminant en fil très fin (12 µm). Les cirres médians internes sont élargis à leur base, sans cirrophore distinct : le large scapus mesure 22 µm et le flagellum 12 µm. Situés ventralement, les cirres médians externes ont la même structure avec des mesures de 11 et 10 µm pour les deux parties respectivement. Le cirre A est de morphologie différente ayant un scapus renflé, puis distalement évasé en entonnoir (11 µm), et un flagellum de 16 µm ; il est inséré dorsalement sur un large cirrophore latéral qui porte aussi la clava primaire. Celle-ci possède un organe de Van der Land basal : nettement renflée dans sa partie proximale, elle s'effile régulièrement et sa forme est arquée : 115 µm. Un repli cuticulaire s'observe sur les lobes céphaliques latéraux en arrière du cirrophore du complexe cirre A — clava primaire. Les clavas secondaires sont situées ventralement nettement en arrière des cirres médians externes. Elles se présentent comme des sacs plats au contour indistinct, formant antérieurement deux larges lobes internes et deux lobes latéraux plus allongés.

De la base de la tête à l'espace compris entre l'insertion des P2 et des P3, s'étendent latéralement les alae antéro-latérales. Elles possèdent sur leur bord externe trois encoches formées d'un rebord cuticulaire épaissi. Postérieurement, leurs lobes sont étirés, atteignant la hauteur de l'insertion des P3. Les alae latéro-postérieures s'étendent au-dessus des P3 jusqu'à l'insertion des P4. Elles ont une seule encoche semblable aux précédentes et un lobe étiré postérieurement. A ces alae formées de deux couches épicuticulaires à très fine ponctuation, fait suite dans la partie caudale une ala à cuticule à plus forte ponctuation (piliers), prolongée par quatre très grosses épines. Les épines internes sont séparées par un espace deux fois plus étroit que celui séparant les épines externes. Chaque épine ainsi que l'espace entre l'insertion des épines internes et externes sont bordés de piquants larges et courts qui se transforment en petits mamelons dans le dernier tiers distal. Les épines internes mesurent 155 µm, et les externes 142 µm ; un petit épaississement cuticulaire festonné est présent postérieurement à l'anus, en position ventrale par rapport à l'ala postérieure. Des épaississements procuticulaires sous-jacents existent : entre l'insertion des P1 et P2, et des P2 et P3 se trouvent les cæstus 1 et 2 de forme anguleuse. Postérieurement, le cæstus 3, en forme de grosse épine, se situe entre l'insertion des P3 et P4. Ces cæstus sont placés sous les expansions aliformes. Les cirres E, insérés sur un cirrophore de 7 µm, possèdent un scapus « en accordéon » de 10 µm et un flagellum de 25 µm. Les organes des sens sont présents sur toutes les pattes à la jonction coxa-fémur, sauf pour la P1 où le cirre est fémoral. Ils mesurent 17, 14, 14 et 20 µm respectivement pour les P1, P2, P3 et P4. La papille P4 en S, très semblable à la clava primaire, est insérée sur un organe de Van der Land faisant saillie sur la partie dorsale de la patte. Les pattes ont une morphologie conforme à celle des Florarctinae. Les doigts externes, plus courts, sont soutenus par des pédoncules enfoncés et retournés en forme de crosse dans le tarse ; les griffes sont en

forme de bec d'oiseau (aviculaire) et possèdent un fort calcar externe. Les doigts internes sont plus longs, plus étroits, sans pédoncules, mais avec une base cordiforme; leurs griffes plus petites sont simples, avec un fin calcar externe et une très petite épine accessoire.

Morphologie interne

Le protocérébron présente un lobe central dorsal innervant le cirre médian impair et deux lobes latéraux innervant les clavas et cirres A séparément; de grosses cellules sensorielles sont présentes à la base des nerfs se rendant vers l'organe de Van der Land. L'innervation des cirres médians internes dorsaux se fait également à partir de la partie médiane du protocérébron. L'innervation des cirres médians externes et des clavas secondaires n'a pu être élucidée. Un petit ganglion sous-œsophagien est présent auquel font suite les quatre ganglions de la chaîne ventrale, correspondant aux quatre paires de pattes.

La bouche s'ouvre au sommet d'un cône entouré d'une membrane circulaire; le tube et les stylets sont courts : 20 et 19 μm. Les supports de stylets sont absents et les furcas sont formées d'une pièce arrondie. Les placoïdes au nombre de trois sont peu visibles à l'intérieur du bulbe de 20 μm de diamètre. Les glandes salivaires en forme de poire sont antérieures au bulbe et mesurent 10 μm de diamètre maximal. Après un court œsophage, l'estomac se divise en deux diverticules antérieurs s'étendant jusqu'à l'insertion des P1; les diverticules latéraux et postérieurs sont moins prononcés. L'anus situé entre l'insertion des P4 est en forme de fente ondulée, entourée d'un bourrelet cuticulaire. Un amas de cellules en position dorsale, au-dessus de l'anus, constitue le matériel génital, mais le gonopore n'est pas encore ouvert.

Les glandes pédieuses sont localisées dans le tronc en arrière de l'insertion de chaque patte.

Discussion

La nouvelle espèce appartient incontestablement au genre *Florarctus* par la forme du corps muni d'alae et la forme des pattes, ainsi que par les griffes des doigts externes porteuses d'un élément aviculaire. Elle se rapproche particulièrement de l'espèce-type par la présence d'une ala caudale découpée et épineuse.

Le fait que les exemplaires décrits ici n'aient pas atteint la maturité génitale ne peut être un obstacle valable à leur utilisation comme matériel-type d'une nouvelle espèce. En effet on sait, depuis les travaux de Grimaldi de Zio *et al.* (1980) sur *Florarctus hulingsi* Renaud-Mornant, 1976, et de Kristensen (1984) sur *Wingstrandarctus* ainsi que d'après le travail d'ensemble de Bertolani *et al.* (1984), que le troisième stade larvaire des Tardigrades marins, et notamment des Florarctinae, présente une morphologie externe en tous points semblable à celle de l'adulte; l'absence de gonopore et de conduits génitaux constitue la seule différence avec le stade adulte mûr. Au stade préadulte qui est celui décrit ici, la totalité des critères de morphologie externe utilisés en systématique est définitivement fixée. Étant donné la rareté des spécimens se rapportant à ce taxon — et également à *Fl. heimi*, taxon le plus proche, connu par deux exemplaires en 1965 et jamais retrouvé depuis — il nous a paru opportun de le décrire, quelque vingt ans après la description de l'espèce-type. La découverte de *Fl. cervinus* n. sp. montre que, chez les Florarctinae, la possession d'une ala caudale, fragmentée en très longs

lobes plus ou moins épineux, n'est pas une exception, ainsi que la rareté de *Fl. heimi* permettait de le supposer. Deux sortes d'expansions sont présentes dans la sous-famille : celles qui forment un voile plus ou moins continu (*Fl. salvati* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, et *Fl. vulcanius* n. sp.), ou fragmenté (*Fl. cinctus* et *Fl. hulingsi* Renaud-Mornant, 1976), ou très réduit (*Ligiarctus eastwardi* Renaud-Mornant, 1982), et celles qui présentent des lobes très étirés et épineux (*Fl. heimi* et le taxon décrit ici). La grande diversité qui se manifeste dans la morphologie et le nombre des expansions cuticulaires existe également pour les expansions procuticulaires sous-jacentes, ou cæstus, ainsi que le taxon décrit ci-après permet de l'illustrer.

Florarctus vulcanius n. sp.

(Fig. 4, 6)

Diagnose : *Florarctus* portant une ala frontale incluant un fort épaississement cuticulaire trilobé. Ala latérale formant un seul voile jusqu'à l'insertion des P4, et soutenue par trois cæstus élargis distalement, situés entre l'insertion de chacune des trois premières paires de pattes. Ala caudale simple, latéralement élargie, avec un cæstus en forme d'enclume. Pattes, doigts et griffes typiques du genre, soies sensorielles sur toutes les pattes, papille P4 filiforme. Conduits génitaux en forme de S et en position latérale.

Étymologie : Du latin *vulcanius* = attribué à Vulcain ; désignant l'enclume caudale.

Matériel : Holotype : une femelle adulte, déposée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n° AF 437. Paratypes : un mâle adulte, MNHN, Paris, n° AF 454. Six mâles n^{os} AF 410, 458, 489, 501, 521, 547 ; sept femelles n^{os} AF 436, 439, 444, 445, 452, 460 ; un juvénile, n° AF 449 ; une larve à deux doigts, n° AF 415.

Localité : Madagascar, Grand récif de Tuléar (43°38′ E, 23°24′ S). Station 10 de la retenue d'eau épirécifale. Sable corallien grossier. Coll. B. Thomassin, 1972 ; tri M. H. Vivier.

Description

Holotype femelle

Morphologie externe

Le corps, hémisphérique, mesure 160 µm de long, sans compter les expansions alaires, et 100 µm de large à l'intervalle entre l'insertion des P2 et P3. La cuticule dorsale est fortement ponctuée et montre trois replis à la hauteur de l'insertion des trois premières paires de pattes. Une membrane alaire frontale de 8 µm de hauteur réunit les deux cirres médians internes. A la base de cette ala frontale se trouve un bourrelet cuticulaire ondulé, formant trois lobes antérieurs principaux qui rejoignent latéralement la base des cirres médians internes et surmontent le cerveau. La tête mesure 45 µm de large et présente deux lobes latéraux où sont insérés cirres A et clavas primaires. Les cirres céphaliques sont formés d'un scapus formant une gaine large et d'un fin flagellum terminé en pointe très effilée. Les mesures sont les suivantes : cirre médian impair sur faible cirrophore, et implanté en arrière des autres cirres : 9 et 10 µm ; cirres médians internes dorsaux avec bases des scapus reliées à la membrane alaire :

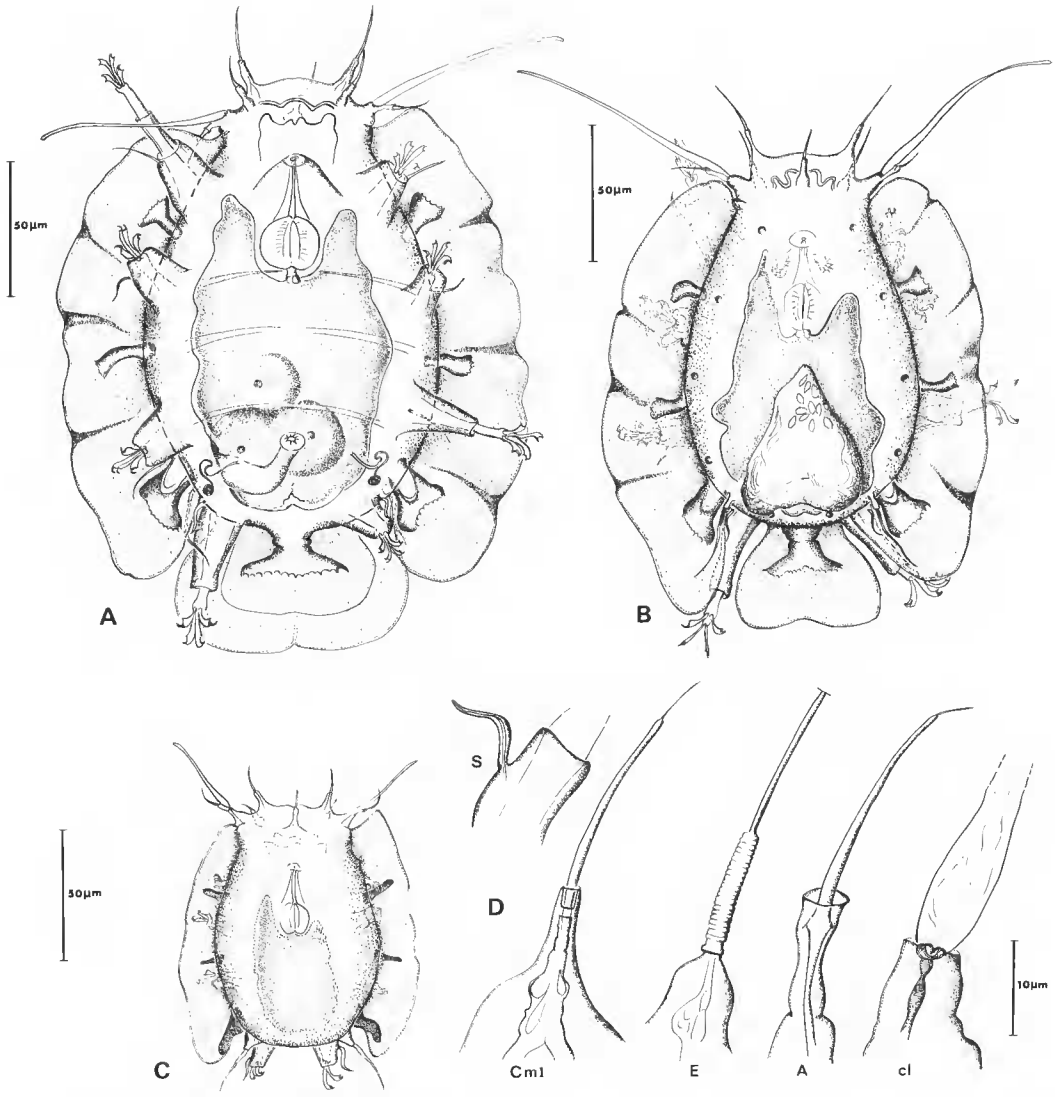

FIG. 4. — *Florarctus vulcanius* n. sp. : A, vue ventrale de l'holotype femelle ; B, vue dorsale du paratype mâle ; C, vue dorsale de la larve à deux doigts ; D, appendices sensoriels (adulte). S = soie de la P1 ; Cm1 = cirre céphalique pair, médian interne ; E = cirre E ; A = cirre A ; Cl = clava primaire.

19 et 16 µm ; cirres médians externes nettement ventraux : 9 et 9 µm ; clavas secondaires : de faibles contours formant quatre lobes antérieurs à la bouche. Le cirre A est implanté dorsalement par rapport à la clava sur un court lobe latéral, et mesure 9 et 11 µm. La clava primaire possède à sa base un fort organe de Van der Land ; elle est renflée dans sa partie proximale et a une longueur totale de 68 µm. Les expansions alaires latérales mesurent 50 µm

dans leur plus grande largeur au-dessus des P4. Elles sont légèrement ponctuées ainsi que l'ala caudale qui est très élargie dans sa partie postérieure et qui mesure 45 µm de large. Les alae sont soutenues ventralement par des expansions cuticulaires en doigt de gant (ou cæstus), d'origine procuticulaire (KRISTENSEN, 1984 : 209). Les cæstus sont très fortement ponctués, cylindriques et très élargis en marteau, distalement. Ils sont sous-jacents aux alae et ne leur sont pas rattachés. Leur disposition est schématisée dans la figure 6. Les cæstus 1 situés entre P1 et P2 mesurent 22 µm de long, avec 5 µm de largeur à leur base et 12 µm dans leur partie distale. Les cæstus 2 sont plus longs (25 µm), et plus étroits (dm : 5 et 10 µm). Le cæstus 3 situé entre P2 et P3 est de taille plus grande (dm : 10 et 18 µm). Le cæstus 4, impair, a une base de 14 µm insérée en dessous de l'anus; il se rétrécit (9 µm) puis s'élargit en forme d'enclume (30 µm). Les pattes sont du type *Florarctus* avec coxa portant les organes sensoriels, respectivement de 12, 10 et 19 µm, sur les P1, P2 et P3. La papille P4, insérée sur un organe de Van der Land, est en forme de S et mesure 14 µm.

Les pattes sont munies d'un fémur (30 µm) et d'un tibia (30 µm) fortement télescopiques. Dans les tarses s'observent les extrémités en crosse des pédoncules pénétrant dans les doigts externes. Ceux-ci plus courts que les doigts internes portent de fortes griffes à calcar externe et uncus aviculaire. Les doigts internes, plus longs, possèdent une base cordiforme et des griffes simples beaucoup plus petites avec fin calcar externe et épine accessoire.

Le cirre E a un scapus en accordéon (15 µm) et un flagellum de 21 µm.

Morphologie interne

La bouche s'ouvre au centre d'une expansion cuticulaire hémisphérique; le tube buccal (27 µm) aboutit dans le bulbe (20 µm de diamètre) muni de trois fins placoïdes en lame. Les stylets (28 µm) ont des furcas bilobées, plaquées sur le bulbe. Supports de stylets absents. Les glandes salivaires de forme ovale sont situées antérieurement au bulbe de part et d'autre des stylets. L'œsophage, bulbeux et très court, relie le bulbe à l'estomac qui possède trois paires de diverticules : les premiers s'étendent de chaque côté du bulbe et des stylets, les deuxièmes et les troisièmes respectivement à la hauteur des P3 et des P4. L'anus ventral, situé entre l'insertion des P4, est formé d'une fente trifide, entourée d'un cercle cuticulaire. L'ovaire est dorsal de forme triangulaire. Les jeunes ovocytes sont situés à la hauteur des P2, et les ovules mûrs, dont l'un est engagé dans l'oviducte ventral, s'étendent à la hauteur des P3-P4. Deux réceptacles séminaux sphériques (dm : 5 µm), remplis de sperme flagellé et enroulé, sont présents dorso-latéralement au-dessus de l'insertion des P4; les conduits génitaux, formant un S inversé, remontent vers le gonopore et s'ouvrent à 15 µm en dessous de celui-ci. Gonopore composé de six cellules en rosette, entourées d'un bourrelet cuticulaire.

En plus des glandes pédieuses localisées en arrière des coxas, il existe cinq paires de glandes épidermiques, plus petites (dm : 4 µm) subsphériques, disposées à la périphérie dorsale du corps en avant de l'insertion de chaque paire de pattes, et de chaque côté de l'anus.

PARATYPE MÂLE

Morphologie externe

Le corps mesure 145 µm de long sur 37 µm de large. La morphologie externe est semblable à celle de la femelle. Cependant le bourrelet cuticulaire à la base de l'ala frontale est plus

marqué que chez l'holotype et forme ici quatre lobes d'importance sensiblement égale. Les cirres céphaliques ont les mesures suivantes : cirre médian impair : 9 et 9 µm; cirres médians internes : 18 et 20 µm; cirres médians externes : 11 et 15 µm; cirre A : 10 et 12 µm; clava primaire : 92 µm. La différence notable avec la femelle réside dans la longueur plus grande de la clava primaire, pour une taille plus réduite du mâle. Les alae latérales ont 45 µm de largeur maximale et l'ala caudale 40 µm. Les formations sous-alaires ou cæstus sont encore plus évasées à leurs extrémités que celles de l'holotype. Ces cæstus mesurent 20 µm de long et 10 µm dans leur plus grande largeur entre P1 et P2; 23 et 11 µm entre P2 et P3, 23 et 19 µm au-dessus de P4; l'enclume caudale mesure 11 µm de large à sa base, 27 µm de large à son extrémité et 19 µm de longueur totale. Les pattes et leurs organes sensoriels sont très semblables à ceux de l'holotype; les soies mesurent 20, 15 et 25 µm, respectivement sur P1, P2 et P3. Celle de P2 est enroulée autour de la patte. La papille P4 en forme de S mesure 10 µm. Le cirre E est rétractable dans un court cirrophore, son scapus en accordéon est de 10 µm et son flagellum de 22 µm.

Morphologie interne

Le tube digestif ne présente pas de différences décelables avec celui de la femelle. L'appareil génital se compose d'un testicule triangulaire dont l'apex s'étend jusqu'à l'intervalle entre l'insertion des P2 et P3. Les spermatogonies sont visibles dans cette partie apicale. Le pourtour dorsal du testicule est occupé par des spermatides qui vont se masser postérieurement, puis remonter ventralement vers le gonopore, celui-ci formé d'un orifice surmonté d'un repli cuticulaire. Les cinq paires de glandes dorsales sont présentes.

LARVE À DEUX DOIGTS

Chez *vulcanius*, la larve au stade à deux doigts, prête à muer vers l'état préadulte, mesure 92 µm de long sur 67 de large. Des replis cuticulaires dorsaux sont présents au-dessus des P1, P2 et P3. Les renforcements cuticulaires céphaliques et l'ala caudale sont absents. Seules les deux alae latérales mesurant 20 µm de largeur maximale sont présentes; elles sont soutenues par trois paires de cæstus ayant une forme semblable à celle de l'adulte mais de taille plus réduite : 11, 13 et 20 µm. Le bord antérieur de la tête ne possède pas d'expansion cuticulaire, notamment entre les cirres médians internes. Le cirre médian est porté par un cirrophore de 5 µm de base. Les mesures des cirres sont les suivantes (scapus et flagellum) : cirre médian : 8 et 11 µm; cirres médians internes : 9 et 11 µm; cirres médians externes : 10 et 10 µm; cirre A : 9 et 15 µm; clava : 38 µm. Un léger repli cuticulaire est présent sur le cirrophore commun au cirre A et à la clava. Les pattes possèdent les organes sensoriels habituels : soies de 10 µm sur les P1, P2 et P3 et papille allongée sur P4 (9 µm). Le cirre E est porté par un cirrophore de 7 µm de haut; son scapus (10 µm) est en forme d'accordéon et son flagellum (19 µm) est terminé en pointe très fine. Les deux doigts de chaque patte possèdent une griffe à très petit calcar externe, faible éperon distal et encoche réduite sous l'extrémité distale, caractères qui les rapprochent des griffes de *Ligiarctus* Renaud-Mornant, 1982.

Le bulbe sphérique a un diamètre de 13 µm et un tube buccal de 16 µm. L'estomac à faibles diverticules présente un contenu légèrement granuleux. L'anus et le gonopore sont absents. Les quatre griffes en formation sont visibles dans la cavité générale à l'arrière des pattes fonctionnelles.

Discussion

Les spécimens décrits ici avaient été rapportés, lors de mon étude sur Madagascar (Renaud-Mornant, 1979*a* : 267) à l'espèce *Fl. salvati*. A cette époque, l'espèce *Fl. salvati* n'avait pas encore été retrouvée depuis sa description originale. Sa variabilité intraspécifique n'était donc pas connue, et l'espèce de Madagascar lui avait été rapportée sur la base de l'existence d'alae latérales simples et de diverticules « en doigt de gant » les soutenant. La découverte de nouveaux spécimens de *Fl. salvati* dans une station proche de la localité-type, et en nombre suffisant, a permis le réexamen des spécimens avec des documents comparatifs plus significatifs. La morphologie des expansions sous-alaires, notamment, s'est révélée être un critère taxonomique valable. Ce qui nous a amené à désigner celles-ci par un terme plus

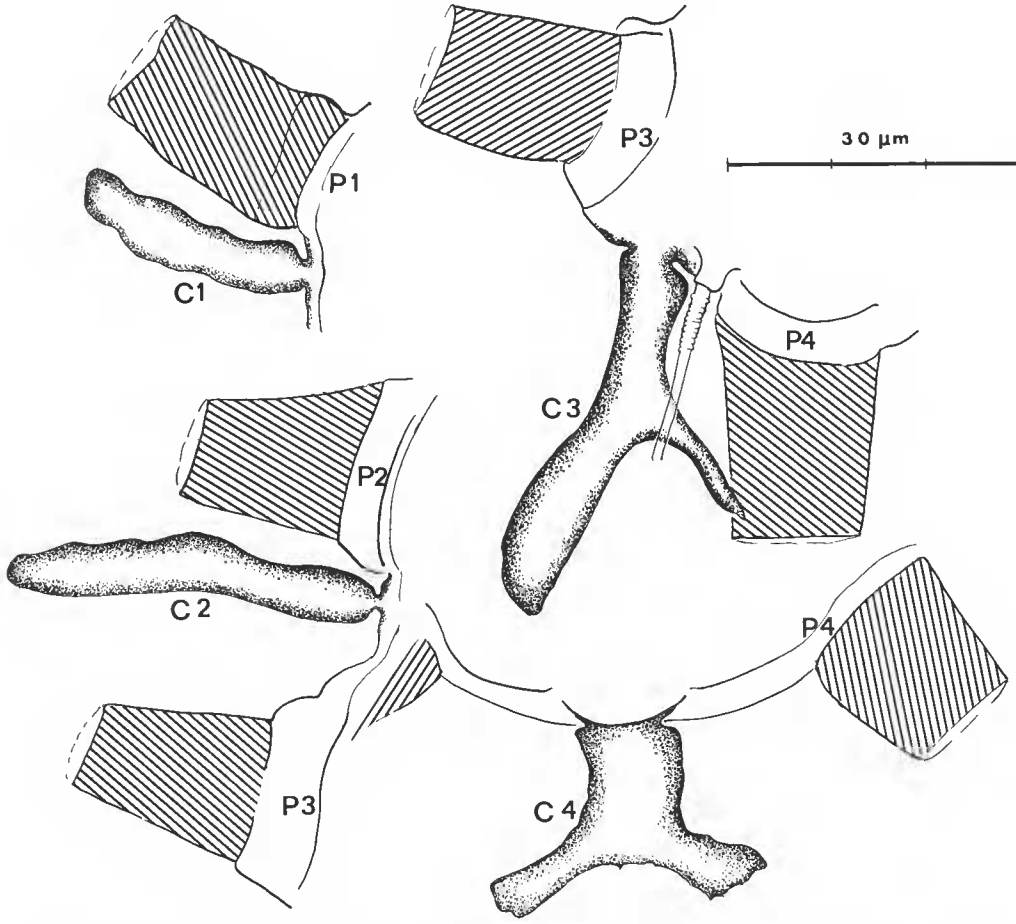

Fig. 5. — Morphologie et implantation des cæstus par rapport à l'insertion des pattes chez *Florarctus salvati*.

facilement véhiculable par l'usage international que les termes « diverticules en doigt de gant » des descripteurs, ou « expansion supports » utilisé par KRISTENSEN (1984). Le mot latin *caestus* (= gantelet) nous a paru convenir, accompagné du numéro relatif à l'insertion des pattes du même segment. La comparaison de la forme des cæstus des deux lots de spécimens en provenance de la Nouvelle-Calédonie : Fond Blanc (RENAUD-MORNANT, 1967) et récif Amédée (récolte THOMASSIN, présent travail) a montré qu'elle est bien déterminée et sans variation notable, alors que celle des individus de Madagascar est dissemblable. Les cæstus 1, 2 et 3 des spécimens malgaches ont une partie proximale nettement évasée, alors que ceux des espèces néo-calédoniennes sont plus pointus et, en outre, sont portés par un fin piédestal. Chez *Fl. salvati*, le cæstus 3 est nettement bifide, ce qui n'est pas le cas chez *Fl. vulcanius* (fig. 5, 6). Le

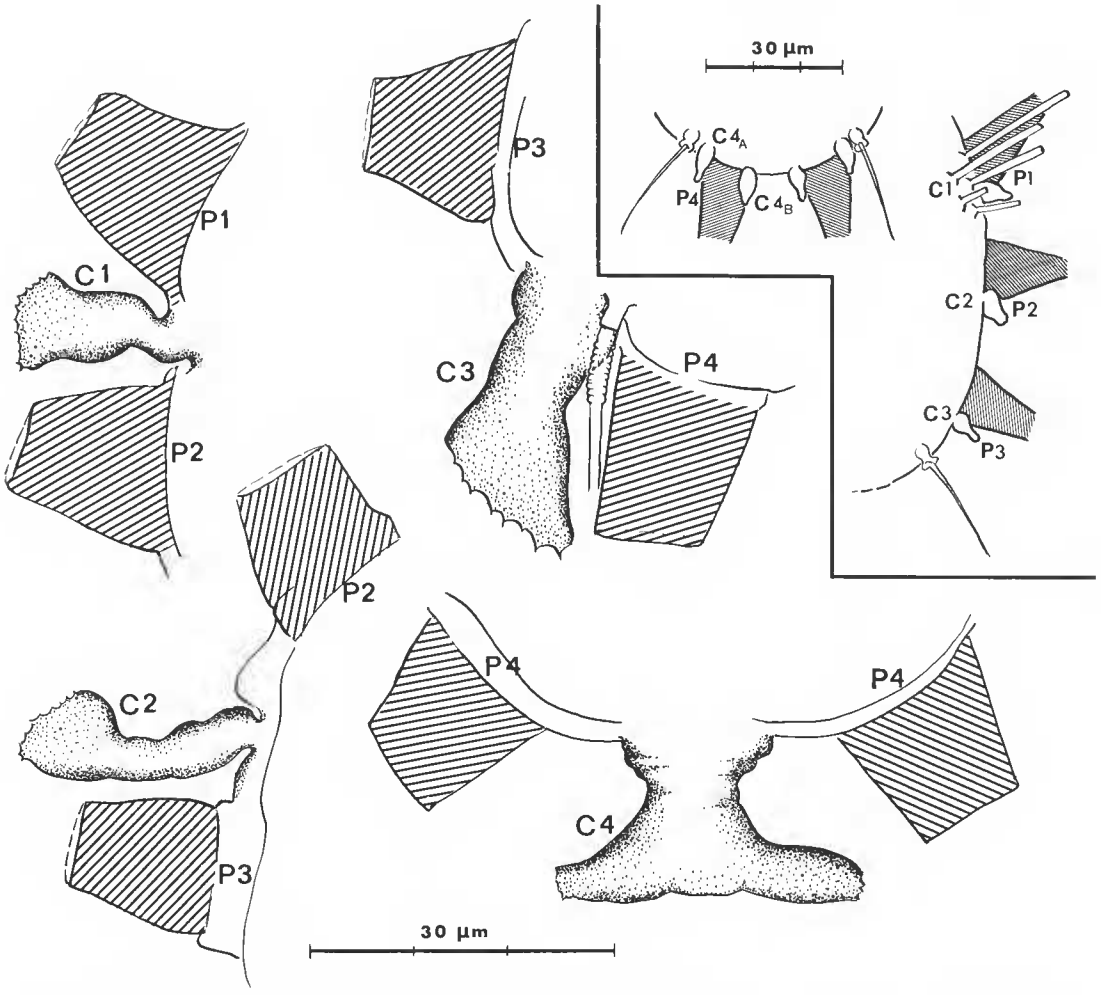

FIG. 6. — Morphologie et implantation des cæstus par rapport à l'insertion des pattes chez *Florarctus vulcanius* n. sp. Encart : formations similaires observées chez une espèce d'*Actinarctus* de la mer du Nord.

cæstus 4, caudal, est nettement plus massif chez *Fl. vulcanius*. Parmi les critères les plus valables se trouvent aussi la partie céphalique frontale, fortement cuticularisée, et la réduction de la soie sur P2, plus accentuée chez *Fl. vulcanius*. La création d'une nouvelle espèce nous paraît alors pleinement justifiée pour ces formes malgaches, vraisemblablement dérivées des taxons néo-calédoniens.

Il est intéressant de noter que des formations en cæstus existent dans un autre genre de la sous-famille des Tanarctinae : chez *Actinarctus* (RENAUD-MORNANT, non publié) ils sont au nombre de cinq paires (encart de la figure 6) et illustrent les affinités entre les deux sous-familles. D'après les travaux de KRISTENSEN (1984) sur *Wingstrandarctus*, les Florarctinae posséderaient une cuticule de « type-*Halechiniscus* », et de caractère plésiomorphe. On pourrait penser que les Florarctinae sont dérivés de ce genre et qu'ils auraient acquis progressivement les caractères relatifs aux griffes et aux expansions aliformes, pour aboutir aux différents taxons connus aujourd'hui, mais nous n'avons pas d'indication sur l'origine du pédoncule digital qui reste le caractère différentiel fondamental de la sous-famille. Seule, l'hypothèse d'une griffe vestigielle, peut-être dérivée de celle des Stygarctidae, est envisageable.

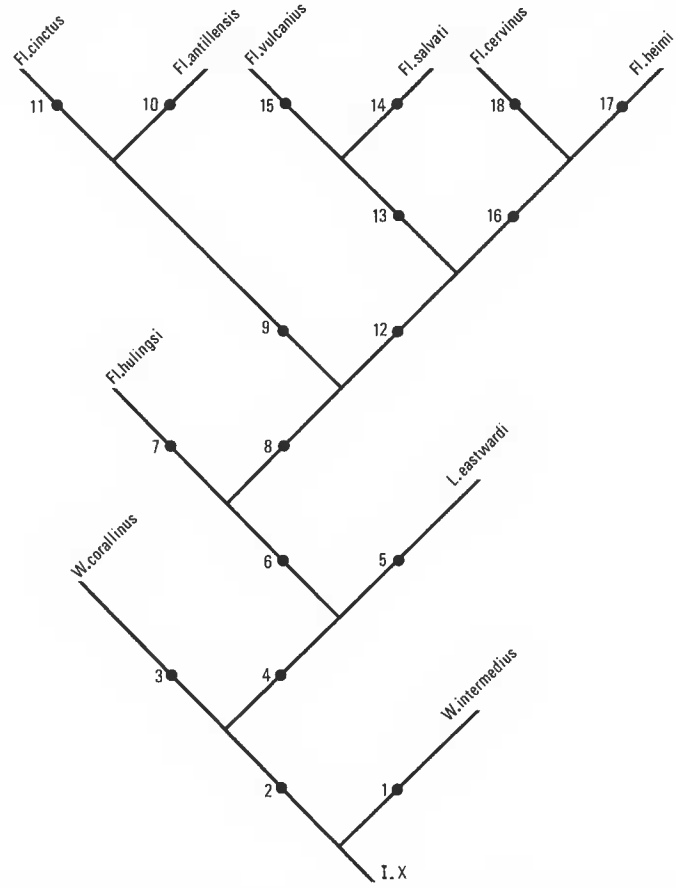

FIG. 7. — Cladogramme des genres et espèces de la sous-famille Florarctinae.

L'analyse des nouvelles espèces décrites ici a permis de construire le cladogramme de la figure 7 qui rend compte des différents caractères apomorphiques acquis par les trois genres et les espèces actuellement connus. Le numéro 1-X représente les caractères considérés comme plésiomorphes, les autres numéros, les acquisitions de caractères apomorphes dans les différentes branches du cladogramme ; les branches principales se séparent sur les caractères des griffes.

1-X. — Quatre doigts, crochet à la base du pédoncule des doigts externes. Griffes simples en forme de croissant. Assortiment complet de cirres céphaliques. Une seule paire de clavas développée : clava primaire de forte taille. Organe sensoriel sur toutes les pattes ; papille P4 de petite taille. Supports de stylets présents.

1. — Alae simples présentes. Cuticule dorsale mamelonnée.
2. — Griffes avec calcar externe.
3. — Griffes des doigts internes avec épine accessoire. Trois vésicules céphaliques contenant des Bactéries.
4. — Griffes des doigts externes avec la partie proximale modifiée.
5. — Griffes des doigts externes avec une encoche proximale. Une ala caudale. Clavas primaires très développées.
6. — Griffes des doigts externes avec une pièce en forme d'aviculaire. Alae latérales et caudale présentes.
7. — Formations alaires simples, lobées, de même épaisseur sur toute leur surface. Papille P4 plus grande que les soies P2 et P3, réduites.
8. — Formations alaires épaissies à leur base par une structure cuticulaire.
9. — Structure sous-alaire constituant une ceinture continue autour du corps. Papille P4 allongée en forme de S.
10. — Trois paires d'apophyses pointues latérales, sur la ceinture sous-alaire. Ala caudale fortement trilobée.
11. — Apophyses latérales de la ceinture sous-alaire en nombre double, une paire sous l'ala caudale. Cuticule dorsale mamelonnée.
12. — Ceinture cuticulaire sous-alaire fragmentée en formations allongées ou cæstus : trois paires latérales et une caudale.
13. — Les deux alae latérales sont fusionnées. Trois paires de cæstus latéraux présents, un caestus caudal.
14. — Cæstus 1 et 2 unilobés, subcylindriques ; cæstus 3 bifide ; cæstus caudal en Y.
15. — Cæstus 1, 2 et 3 évasés an marteau ; cæstus caudal en forme d'enclume.
16. — Ala caudale modifiée en lobes épineux. Deux paires d'alae latérales avec cæstus.
17. — Deux lobes caudaux portant chacun deux longues épines et trois crochets, piliers nettement visibles entre ces lames circulaires.
18. — Quatre lobes caudaux très allongés et portant de faibles piquants latéraux.

Remerciements

Les récoltes mises à notre disposition par B. A. Thomassin ont été réalisées dans le cadre de la mission 1981-1 « Importance et rôle du matériel organique et bactérien dans le complexe récifal du S.W. de la Nouvelle-Calédonie », programme CNRS-ORSTOM « Écosystèmes coralliens et lagonaires de Nouvelle-Calédonie ». Nous remercions N. Gourbault et G. Boucher pour leurs récoltes guadeloupéennes, M. N. Helléouet pour le tri du matériel et R. M. Kristensen pour de fructueuses discussions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERTOLANI, R., M. GRIMALDI DE ZIO, M. D'ADDABBO GALLO et M. R. MORONE DE LUCIA, 1984. — Postembryonic development in Heterotardigrades. *Monitore zool. ital.*, (N.S.), **18** : 307-320.

GOURBAULT, N., J. RENAUD-MORNANT et M. N. HELLÉOUET, 1985. — Biotopes et peuplements méiofaunistiques des Petites Antilles (La Marie-Galante, les Saintes, La Désirade). Premières données, *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **7**, section A, (2) : 419-431.

GRELL, K. G., 1937. — Beitrage zur Kenntnis von *Arctinarctus doryphorus* Schulz nebst Bemerkungen zur Tardigradenfauna des Helgolander Skitt- Gatts. *Zool. Anz.*, **117** : 143-154.

GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO et M. R. MORONE DE LUCIA, 1980. — Osservazioni sullo sviluppo postembrionale di *Florarctus hulingsi* Renaud-Mornant (Heterotardigrada). *Memorie Biol. mar. Oceanogr.*, **10** : 407.

GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO, M. R. MORONE DE LUCIA, R. VACCARELLA et P. GRIMALDI, 1982. — Quatro nuove specie di Halechiniscidae rinvenute in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale. (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cah. Biol. mar.*, **23** : 415-426.

KRISTENSEN, R. M., 1984. — On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et sp., with notes on the Symbiontic Bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, **145** : 201-218.

KRISTENSEN, R. M., et R. P. HIGGINS, 1984. — A new family of Arthrotardigrada (Tardigrada : Heterotardigrada) from the Atlantic coast of Florida, U.S.A. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **103** (3) : 295-311.

LINDGREN, E. W., 1971. — Psammolittoral marine Tardigrades from North Carolina and their conformity to worldwide zonation patterns. *Cah. Biol. mar.*, **12** : 481-496.

MCKIRDY, D., P. SCHMIDT et M. MCGINTY-BAYLY, 1976. — Interstitielle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. *Mikrofauna Meeresbodens*, **58** : 409-449.

RENAUD-DEBYSER, J., 1959. — Études sur la faune interstitielle des îles Bahamas. III. Tardigrades. *Vie Milieu*, **10** : 297-302.

RENAUD-MORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. *In* : Exp. Fr. Récifs Coral. Nouvelle-Calédonie. Éd. Fondation Singer-Polignac, **12** : 103-118.

— 1970. — Campagne d'essais du « Jean Charcot » (3-8 décembre 1968). 8. Méiobenthos. II. Tardigrades. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (5) : 957-969.

— 1975. — Occurrence of the genus *Tanarctus* Renaud-Debyser 1959 in northeastern Atlantic waters, with description of *T. ramazzottii* n. sp. (Arthrotardigrada). *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **32** suppl. : 325-332.

— 1979*a*. — Tardigrades marins de Madagascar. I. Halechiniscidae et Batillipedidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section A, (2) : 257-277.

— 1979*b*. — Tardigrades marins de Madagascar. II. Stygarctidae et Oreellidae. III. Considérations écologiques générales. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, section A, (2) : 339-352.

— 1980. — Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **2**, section A, (1) : 129-142.

— 1981. — *Stygarctus gourbaultae* n. sp. un nouveau Tardigrade marin (Arthrotardigrada) de la Guadeloupe. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, section A, (1) : 175-180.

— 1982. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, section A, (1-2) : 89-94.

— 1984. — Nouveaux Arthrotardigrades des Antilles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **6**, section A, (4) : 975-988.

RENAUD-MORNANT, J., et N. GOURBAULT, 1981. — Premières prospections méiofaunistiques en Guadeloupe. I. Les biotopes et leurs peuplements. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, section A, (4) : 1011-1034.

RENAUD-MORNANT, J., et N. GOURBAULT, 1984. — Premières prospections méiofaunistiques en Guadeloupe. II. Communautés des sables littoraux. *Hydrobiologia*, **118** : 113-118.

SCHULZ, E., 1935. — *Arctinarctus doryphorus* nov. gen. nov. spec., ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. *Zool. Anz.*, **111** : 285-288.

THOMASSIN, B., M. H. VIVIER et P. VITIELLO, 1976. — Distribution de la méiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épirécifale du grand récif de Tuléar (Madagascar). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **22** : 31-53.